Variations de la structure florale chez des Cucurbitacées primitives.

Par H. Humbert.

Les observations qui font l'objet de cette note se rapportent à un curieux genre de Cucurbitacées-Févillées que nous avons créé en 1939 [10] pour deux espèces nouvelles du Sud et de l'Ouest de Madagascar, *Xerosicyos Danguyi* Humb. et *X. Perrieri* Humb. [1].

Disposant d'un abondant matériel, nous avons été amené, en présence de variations multiples présentées par certains spécimens, à examiner un très grand nombre de fleurs ♂ de ces deux espèces (plus d'une centaine) en portant principalement notre attention sur l'androcée : entre les problèmes divers que pose la structure florale dans cette famille, aucun n'a en effet, soulevé plus de controverses que l'interprétation des caractères de ce verticille [2].

Les Févillées comprennent les types les plus primitifs de Cucurbitacées, et parmi elles les *Xerosicyos* présentent à cet égard une simplicité de structure remarquable, en particulier quant aux concrescences. Celles-ci sont réduites au minimum, tant entre les diverses pièces de chaque verticille, qu'entre les divers verticilles.

La fleur ♂ comporte normalement 4 sépales libres, 4 pétales libres et 4 étamines libres à anthères horizontales, uniloculaires, extrorses, à déhiscence transversale. Deux des pétales opposés recouvrent légèrement les deux autres dans le bouton. Les filets staminaux, dont le point de départ est toujours situé près du centre de la fleur, sont exactement alternipétales, au moins dans le bouton, ou, le plus souvent, rapprochés deux à deux vers la base des pétales recouvrants.

La fleur ♀ comporte 4 sépales libres, 4 pétales libres disposés comme ceux de la fleur ♂, 4 staminodes rapprochés deux à deux vers la base des pétales recouvrants, deux carpelles soudés seulement sur la 1/2 ou les 3/5 de leur longueur, et dont les placentas se rapprochent de l'axe sans se souder entre eux, de sorte que l'ovaire, semi-infère, n'est qu'imparfaitement biloculaire ; les par-

1. Nous avons décrit récemment un second genre de Févillées pour deux autres espèces du Sud de l'Ile : *Zygosicyos tripartitus* Humb. et *Z. hirtellus* Humb., ce qui porte à 4 le nombre des représentants de cette tribu actuellement connus à Madagascar. Ces deux genres endémiques constituent une sous-tribu nouvelle, les Févillées Xérosicyoidées. — Cf. H. Humbert (11).

2. Ne pouvant nous étendre ici sur ces controverses, nous renvoyons le lecteur aux références citées dans la bibliographie.

ties supérieures des carpelles, libres entre elles, divergent en se prolongeant par deux styles courts et épais à stigmates spathulés.

Le fruit, coriace à maturité, en cône renversé et un peu aplati, porte nettement, sous forme d'une ligne transversale située entre la 1/2 et les 2/5 supérieurs de sa longueur, la trace du niveau d'insertion des pièces florales libres au-dessus de l'hypanthium ; il s'ouvre par une fente supérieure située entre les vestiges des bases stylaires écartées.

En résumé, normalement, toutes les pièces sont libres dans la fleur ♂. Seuls les carpelles sont partiellement concrescents entre eux et avec le réceptacle invaginé, dans la fleur ♀.

C'est dans les fleurs ♂ de *X. Perrieri* que nous avons observé les variations les plus nombreuses et les plus accusées. Celles-ci se présentent simultanément sur les diverses fleurs d'un même rameau et en proportion très variable selon les individus. La proportion et la diversité les plus grandes d'anomalies nous ont été fournies par les spécimens récoltés par H. PERRIER DE LA BÂTHIE, sous le n° 12707 près de Benenitra (Onilahy), et, en second lieu, par les n°s 4380, 18659 et 2228 du même botaniste, provenant, les deux premiers des environs d'Ampanihy (extrême Sud), le troisième de l'Antsingy (Bemaraha).

Chez *X. Danguyi* nous n'avons observé, sur 7 exemplaires de provenances diverses, qu'un petit nombre d'anomalies, d'ailleurs du même ordre que celles offertes par *X. Perrieri*.

Pour alléger l'exposé, nous avons résumé les variations de *X. Perrieri* sous forme de tableau :

Variations des fleurs ♂ de *Xerosicyos Perrieri* Humb.

S = sépales ; P = pétales ; E = étamines ; fl = filets entièrement libres ; f 1/2 s, f 3/5 s... = filets soudés sur la 1/2, les 3/5... de leur longueur ; f. s. = filets soudés sur toute leur longueur ; a l = anthères libres (cette précision n'est utile que dans le cas de filets entièrement soudés entre eux) ; a c = anthères connées ; St = staminode ; C = carpelle ; C l = carpelle libres.

(Fl. normale)	4 S + 4 P + 4 E : fl (fig. 1, diagr. 1).
(12707 Perr.)	4 S + 4 P + 4 E : 2 E fl, 2 E f 3/5 s (fig. 2).
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E f 1/8 s, 2 E f 1/2 s.
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E f 1/4 s, 2 E f 3/4 s.
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E fl, 2 E fs al (fig. 3).
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E f 1/4 s, 2 E fs al (vu 3 fois).
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E fl, 2 E fs ac (vu 2 fois) (diagr. 3).
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E f 1/2 s, 2 E fs ac (fig. 4, 5) (vu 2 fois) [1].
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E fs al, 2 E fs al.

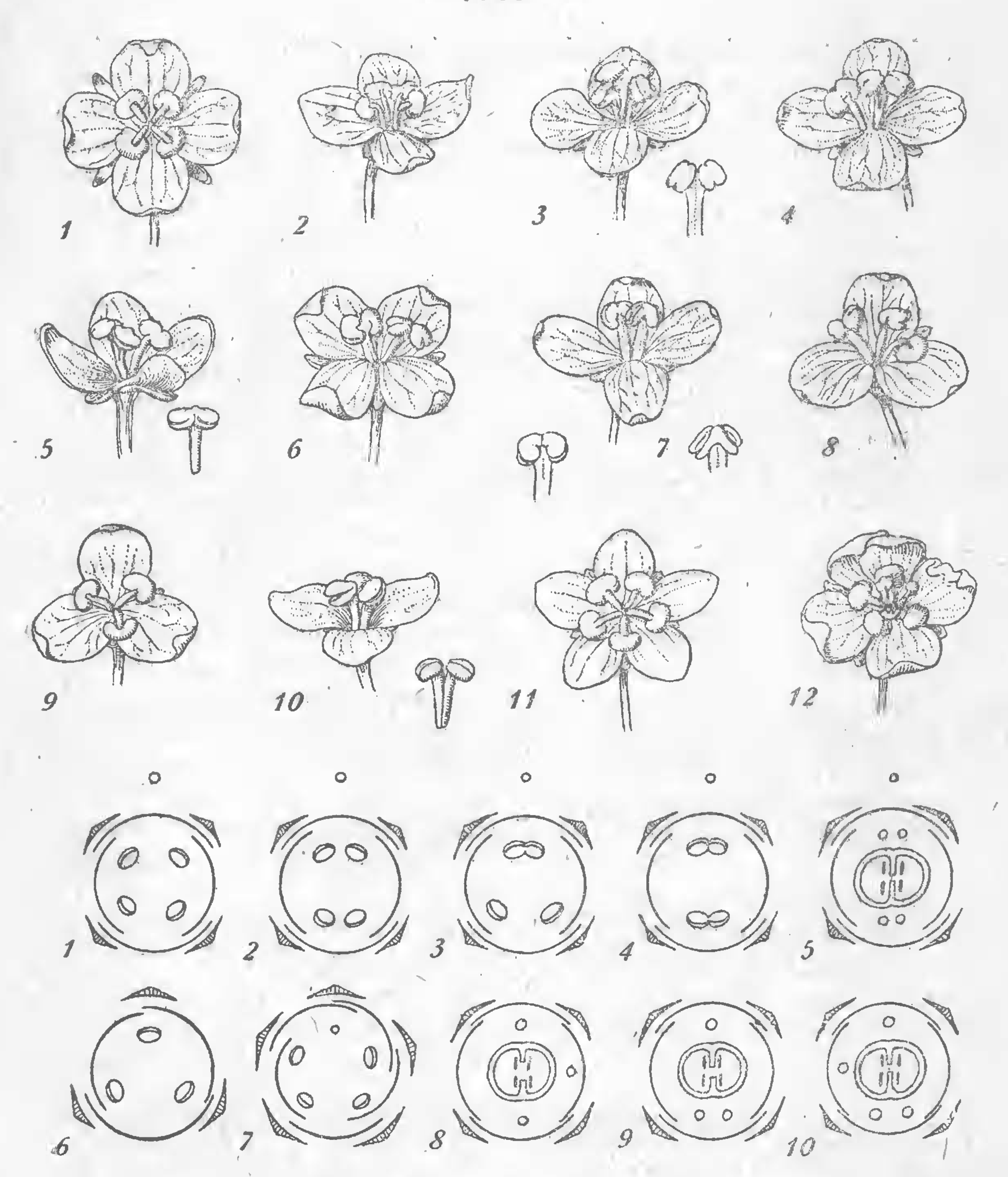
1. La fleur de la fig. 5 offre une légère irrégularité du calice : un sépale (en avant su le dessin) est un peu dévié et allongé vers la gauche à sa base.

»	4 S + 4 P + 4 E ; 2 E fs al, 2 E fs ac (fig. 6).
»	4 S + 4 P + 4 E : 2 E fs ac, 2 fs ac (fig. 7, diagr. 4).
(2228 Perr.)	4 S + 4 P + 4 E fl + 1 c [1].
(12707 Perr.)	4 S + 4 P + 3 E : 2 E f 4/5 s, 1 E fl.
»	4 S + 4 P : 2 Pl. 2 P 4/5 s + 3 E fl.
»	4 S + 3 P + 3 E, 2 E fl, 1 E fl [2].
»	3 S + 3 P + 4 E : 2 E Fl, 2 E f 1/2 s.
»	3 S + 3 P + 4 E : 2 E fl, 2 E f s al (fig. 8).
»	3 S + 3 P + 3 E fl (fig. 9) (diagr. 6) [3].
»	3 S + 3 P + 3 E fl : 2 E fl, 1 E fl [4].
»	3 S + 3 P + 3 E : 1 E fl, 2 E f 4/5 s (fig. 10).
(18659 et 4380 Perr.)	5 S + 5 P + 5 E fl (fig. 11) (Vu plusieurs fois) [5].
(18659 Perr.)	5 S + 5 P + 5 E : 3 E fl, 2 E f 1/4 s.
»	5 S + 5 P + 5 E : 4 E fl, 1 St (diagr. 7).
»	5 S + 5 P + 3 E fl.
»	5 S + 3 P + 3 E fl.
(2228 Perr.)	4 S + 4 P + 4 E fl + 1 C [6].
(4380 Perr.)	4 S + 5 P + 5 E : 4 E fl, 1 St [7].
(2288) Perr.)	4 S + 5 P + 5 E : 4 E fl, 1 St + 2 Cl (fig. 12) [8].

L'examen combiné de ce tableau, des figures et des diagrammes, suffit à donner un aperçu de la diversité et de l'amplitude des variations observées dans les fleurs ♂, où le nombre des pièces florales peut différer d'un verticille à l'autre, dans des limites d'ailleurs faibles, allant de la trimérie à la pentamérie. Les cas de trimérie et de pentamérie régulières et complètes, avec alternance exacte des étamines par rapport aux pétales, sont rares. La préfloraison, dans les corolles normales à 4 pétales, dérive du type quinconcial. Mais, dans les fleurs à 3 ou 5 pétales, elle peut être du type imbriqué (diagr. 6 et 7), avec des variantes dans la disposition réciproque des pièces. La présence d'un pistillode, d'ailleurs très rudimentaire, est tout à fait exceptionnelle, mais intéressante à noter comme le vestige d'un hermaphroditisme primitif.

L'androcée, à partir de la disposition parfaitement alternipétale des étamines (fig. 1, diagr. 1), qui est habituelle dans les fleurs

1. Pistillode formé d'un seul carpelle, rudimentaire, mais à style normal.
2. 2 étamines rapprochés par la base des filets en une paire opposée à l'un des pétales, la 3e alterne avec les 2 autres pétales.
3. Fleur trimère à étamines régulièrement alternipétales.
4. Même observation que (2).
5. Fleur pentamère à étamines régulièrement alternipétales.
6. Pistillode formé d'un carpelle rudimentaire dévié de 45° comme dans le cas suivant. Le reste de la fleur normal.
7. Avec alternance régulière entre les 5 pièces de l'androcée et les pétales ; deux de ceux-ci, à l'intervalle desquels correspond le staminode, représentent un pétale dédoublé.
8. Fleur très anomale, avec un des 4 pétales dédoublé au-dessus de la base, quatre étamines fertiles, un staminode rapproché d'une des étamines fertiles près de l'intervalle entre deux pétales, un pistillode formé de deux carpelles rudimentaires libres et dévié de 45° par rapport au diagramme normal d'une fleur ♀.



Xerosicyos Perrieri Humb. — Figures : 1, fleur ♂ normale ; 2-12, variations de fleurs ♂. — Diagrammes : 1, fleur ♂ normale ; 2-4, variations de fleurs ♂ tétramères ; 5, fleur ♀ normale ; 6, fleur ♂ trimère ; 7, fleur ♂ pentamère, avec un staminode ; 8-10, variations de fleurs ♀.

de *X. Perrieri*, au moins lorsqu'elles sont jeunes, offre une série de cas de rapprochements et de concrescences de plus en plus accusées des filets, allant jusqu'à la soudure totale de ceux-ci deux par deux et à la coalescence partielle des anthères correspondantes. Le premier échelon dans cette série est fourni par le rapprochement

des filets staminaux en paires opposées aux pétales recouvrants, disposition assez fréquente chez *X. Perrieri* dans la fleur épanouie (diagr. 2) [1] et habituelle chez *X. Danguyi* dès avant l'anthèse. Parfois une seule paire d'étamines présente cette contiguité basilaire des filets, tandis que les deux autres étamines sont encore alternipétales (ou que, dans un cas d'androcée trimère, la 3e étamine est alternipétale). D'autres échelons sont marqués par les coalescences de plus en plus accusées qui peuvent affecter une des deux paires d'étamines, ou les deux paires à la fois, inégalement ou également. Le cas limite observé est celui de deux paires d'étamines doubles réalisant un androcée diandre à anthères biloculaires, celles-ci étant d'ailleurs incomplètement coalescentes (fig. 7, diagr. 4).

Cette série illustre parfaitement l'interprétation de Baillon [1-6] relative à la structure de l'androcée des Cucurbitacées, constitué, d'après cet auteur, par 5 étamines uniloculaires, primitivement équidistantes (cas des *Fevillea* et des *Zanonia*), mais plus ou moins déplacées dans la plupart des genres, où quatre d'entre elles sont rapprochées complètement ou incomplètement deux à deux [2].

Elle infirme au contraire l'assertion de Van Tieghem [15-17] suivant laquelle l'androcée des Cucurbitacées est composé partout de deux paires et demie d'étamines collatérales à anthère extrorse munie de deux sacs polliniques par suite de l'avortement des deux paires et demie qui complètent le verticille décamère, et l'explication qu'il donne du cas des *Fevillea* et autres genres de la même tribu : « les étamines développées s'écartent l'une de l'autre en devenant toutes équidistantes et épisépales » [3].

En ce qui concerne les fleurs ♀, nous n'avons pu en examiner qu'un nombre très restreint. Quelques-unes, chez *X. Perrieri*, présentent des variations portant sur le nombre et la position des staminodes : au lieu de 2 staminodes rapprochés par paires devant les pétales recouvrants, comme des paires d'étamines de

1. Ce rapprochement (ou entraînement suivant un plan horizontal, suivant l'expression de Baillon) s'accompagne d'une légère incurvation latérale des filets, qui divergent quelque peu, de sorte que les deux anthères d'une même paire restent au niveau des intervalles entre les pétales, mais sont inclinées comme les deux branches d'un accent circonflexe.

2. Elle est à comparer aux variations des fleurs de Patisson décrites et figurées par Dutailly (9). Cet auteur est d'accord avec Payer et Baillon sur l'interprétation de la structure fondamentale de l'androcée des Cucurbitacées. Mais il critique la notion et le terme d'entraînement (Baillon), divergence portant sur les causes du déplacement relatif des étamines.

3. Van Tieghem (15-17) après avoir proposé successivement plusieurs interprétations, résumées dans l'article cité sous le n° 17, et basées uniquement sur la course des faisceaux vasculaires (qui s'organisent tardivement), finit par conclure : « C'est l'androcée des Févillées qui dérive des Courges, en passant par celui des Luffes et des Thladianthes par un écartement et une régularisation dont la cause et le mécanisme sont évidents »! Les faits exposés dans la présente note démontrent l'évidence d'une différenciation en ordre exactement inverse de celui imaginé par cet auteur.

fleurs ♂ (diagr. 5), nous avons observé des staminodes isolés, oppositipétales, ou la combinaison des deux cas, ou encore l'absence de l'un d'eux (diagr. 8 à 10). L'entraînement peut donc être irrégulier, comme il arrive parfois dans les fleurs ♂.

Les caractères primitifs de l'organisation florale des *Xerosicyos* cadrent parfaitement avec le cachet d'archaïsme que leur confèrent leur isolement à Madagascar et la distribution géographique, sur des territoires très anciennement séparés de la Grande-Ile, des genres alliés, parmi lesquels ceux qui s'en écartent le moins au point de vue systématique sont les *Zanonia* indo-malayo-papous et les *Gerrardanthus* africains.

Il est remarquable que ce genre, représentant une très ancienne lignée, cumule, pour ainsi dire, dans les variations florales d'un même individu, des caractères habituellement fixés et de valeur générique dans la famille, particulièrement en ce qui concerne les dispositions si variées de l'androcée.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1. Baillon. Considération sur le parthénogenèse dans le règne végétal. *Adansonia*, p. 129, 1860.
2. — Essai sur les lois de l'entraînement dans les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, LXXXIII, p. 1150, et *Adansonia*, XII, p. 98, 1876.
3. — Sur la constitution de l'androcée des Cucurbitacées. *Assoc. Fr. Avanc. Sciences*, VII, p. 681, 1878.
4. — Structure de l'anthère des *Fevillae*. *Bull. Soc. Linn.*, Paris, p. 210, 1879.
5. — Les problèmes de l'organisation des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Linn. de Paris*, p. 451, 1885.
6. — *Histoire des Plantes*, VIII, 375, 1886.
7. Cogniaux. In Engler, das Pflanzenreich, IV, 275, 1916 (Cucurbitaceæ-Fevilleæ et Melothriæ).
8. Eichler. Blüthendiagramme, p. 302, 317, 1875.
9. Dutailly. Des causes qui déterminent l'irrégularité de l'androcée-type des Cucurbitacées. *Assoc. Fr. Avanc. Sciences*, XIII, p. 297, 1885.
10. Humbert. Un genre archaïque de Cucurbitacées de Madagascar. *C. R. Ac. Sc.*, t. 208, p. 220, 1939.
11. — Les Cucurbitacées-Févillées de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 91, 1944.
12. Müller in Engler und Prantl, die natürlichen Pflanznfamilien, IV t., 5 Abt. 1, 1894 (Cucurbitaceæ).
13. Payer. Traité d'organogénie comparée de la Fleur, p. 440, 1857.
14. Solereder. System. Anatomie der Dicotyledonen, p. 445, 1899.
15. Van Tieghem. Rech. sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. Institut de France*, XXI, p. 257, 1871.
16. — Traité de Botanique, p. 1741, 1891.
17. — Sur l'androcée des Cucurbitacées. *Journ. de Bot.*, 17 p. 319, 1903.